

УДК 564.8.551.734/735.479.242

БРАХИОПОДЫ ОТРЯДА SPIRIFERIDA НА РУБЕЖЕ ДЕВОНА И КАРБОНА ЗАКАВКАЗЬЯ

© 2020 г. Г. А. Афанасьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

**e-mail: g.afanasjeva@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.06.2019 г.

После доработки 02.09.2019 г.

Принята к публикации 02.09.2019 г.

На рубеже девона и карбона Закавказья происходит отчетливая смена состава и экологической характеристики брахиопод отряда Spiriferida. В позднем девоне среди спириферид преобладают представители надсемейства Cyrtospiriferoidea, полностью вымершие в конце периода, а в раннем карбоне — надсемейства Spiriferoidea. Циртоспирифероидеи представляли усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод, эволютически связанный с твердыми грунтами, а спирифероидеи — основной подтип якорного экологического типа и утяжеленный подтип свободного экологического типа, сменяющие друг друга в ходе индивидуального развития животных, населявших в основном мягкие грунты. Хотя граница между девоном и карбоном в Закавказье проходит внутри непрерывного разреза однородных в литологическом отношении пород карбонатного и карбонатно-терригенного состава, смена разнообразия и экологического типа спириферид свидетельствует об изменении в характере плотности субстрата. Это соответствует общему глобальному изменению химизма морских вод на данном рубеже — смене кальцитовых морей девона на арагонитовые моря карбона, с чем связано изменение плотности морских осадков. Таким образом, в стратиграфическую процедуру в данном случае может быть включен анализ не только изменения разнообразия брахиопод, но и их экологических особенностей.

Ключевые слова: брахиоподы отряда Spiriferida, экологические типы брахиопод, граница девона и карбона, Закавказье

DOI: 10.31857/S0031031X20040029

Изученный материал происходит из разреза пограничных верхнедевонских—нижнекаменноугольных отложений Нахичеванской автономной республики Азербайджана и примыкающих районов Армении, представляющего собой один из наиболее полных в мире разрезов данного интервала, сложенный непрерывными морскими отложениями с обильной фауной брахиопод, фораминифер, мшанок, табулят, ругоз, остракод, криноидей и конодонтов.

Брахиоподы в целом являются одной из доминировавших групп морского бентоса девона и карбона. Они широко распространены в отложениях этого возраста и на территории Закавказья. Результаты изучения смены разнообразия позднедевонских и раннекаменноугольных комплексов брахиопод данного региона были использованы для проведения стратификации и корреляции данного интервала и разработки региональной зональной стратиграфической схемы (Гречишников и др., 1985, 1988; Гречишникова, 1986; Гречишникова, Левицкий, 2011; Grechishnikova, 2018 и др.).

Среди брахиопод ведущую роль играли представители отряда Spiriferida, состав которых на рубеже девона и карбона в целом резко изменился на уровне надсемейств: в позднем девоне преобладали роды надсемейства Cyrtospiriferoidea (табл. IV, фиг. 1–4; см. вклейку), которые полностью вымирают в конце фаменского века, что соответствует общему семейственному уровню вымирания на данном хронологическом уровне, а в карбоне стали преобладать спирифериды надсемейства Spiriferoidea (табл. IV, фиг. 5–8).

Пограничные девонско—каменноугольные отложения Закавказья представлены непрерывной толщей терригенно-карбонатных пород, однако состав и экологическая характеристика спириферид на данном интервале резко меняются. На этом рубеже, по-видимому, в связи с изменением ряда гидрологических и геологических факторов, определяющих трофическую зональность бентоса, произошло изменение их эволюционно-экологического типа. Известно, что вымирание семейств вызывалось изменениями условий среды в значи-

тельно большей степени, чем вымирание более высоких таксонов (Невесская, 1999).

Характер общих биосферных изменений на границе девона и карбона в целом остается не до конца расшифрованным. Этому рубежу соответствует полный седиментационный цикл. Первые фазы крупной турнейской трансгрессии устанавливаются внутри однообразных карбонатных и карбонатно-терригенных толщ по изменению состава фаунистических комплексов. Палеоэкологический анализ в данном случае рассматривается также в качестве необходимого элемента стратиграфической процедуры (Максимова, 1984). Поскольку брахиоподы считаются наиболее чувствительными индикаторами биотических изменений в современных морях (Зезина, 1976), можно предположить возможность палеоэкологических реконструкций на основании их экологической характеристики.

В геосинклинальных и платформенных шельфовых морях позднего девона в целом преобладали терригенно-карбонатные, карбонатно-терригенные и терригенные осадки. Характерным было распространение уплотненных консолидированных твердых грунтов и хардграундов. Участки консолидированного морского дна могли обладать небольшими размерами и быть представленными фациями как гладкого, так и неровного дна или ракушечными фациями. Фации гладкого морского дна были в основном карбонатными. Гладкая поверхность дна не была связана с прибрежными подвижными водами, а создавалась в основном вдали от берега в центральной части мелководного шельфа действием течений, а не волн (Геккер, 1960; Palmer, 1982). Степень консолидации грунта зависела в основном от химического состава воды и размерности частиц осадка.

Циртоспирифероидеи в целом являлись типичными представителями морского бентоса позднего девона и входили в состав неподвижных прикрепленных сестонофагов твердого дна. Они, по-видимому, существовали на твердых, плотных известково-терригенных грунтах, а также на уплотненных, быстро затвердевающих известковых илах в условиях относительно низкой гидродинамики в прибрежной, мелководной и относительно глубоководной зонах шельфа, а также на отмелях, удаленных от берега (Иванова, 1949, 1958; Геккер, 1960; Буко, 1979; Афанасьева, Невесская, 1994; Невесская, 1998). Наиболее широко распространенными были представители космополитных родов *Cyrtospirifer* Nalivkin, *Tenticospirifer* Tien, *Sphenospira* Cooper. Циртоспирифероидеи населяли главным образом участки твердого дна, и на протяжении всей жизни существовали, прикрепляясь к субстрату ножкой или при помощи “бисусной щетки”, расположенной на высокой уплощенной или слабоогнутой арее (Налив-

кин, 1986), представляя усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод, по Е.А. Ивановой (1949, 1958).

В карбоне спирифериоидеи наиболее распространены родов *Parallelora* Carter, *Unispirifer* Campbell, *Spirifer* Sowerby и др. существовали в значительно более разнообразных обстановках, характеризуя, наряду с оптимальными условиями неглубокого открытого моря, и неблагоприятные условия с относительно сильной подвижностью и, возможно, аномальным химизмом воды, вплоть до примеси вулканогенных продуктов (Сарычева и др., 1962). Спирифериоидеи стали, по-видимому, характерным компонентом мелководного пояса сестонофагов на фоне изменения не только состава и плотности субстрата, подвижности воды, но и характера придонной хлопьевидной взвеси, которой питались брахиоподы. Наличие у этих спириферид загнутой макушки, вогнутой ареи и макушечного утолщения у взрослых форм могло свидетельствовать о том, что на ранних стадиях онтогенеза они прикреплялись к субстрату ножкой, возможно, разветвленной (Иванова, 1949), а затем лежали на дне, частично погружаясь в мягкий осадок. Они представляли как основной подтип якорного экологического типа, так и утяжеленный подтип свободнолежащего экологического типа брахиопод, сменяющих друг друга в ходе индивидуального развития (Thayer, 1975; Афанасьева, 2014, 2018; Afanasjeva, 2015, 2018). В истории существования замковых брахиопод в целом наибольшее разнообразие лежащих форм было в карбоне (Thayer, 1983). Утяжеленный подтип, по-видимому, соответствует семиинфаунному типу, предложенному для характеристики положения по отношению к субстрату двустворок (Stanley, 1970). Семиинфаунные формы моллюсков также были широко распространены в карбоне, как и свободнолежащие спирифериоидеи. Среди наиболее широко распространенных этолого-трофических группировок сестонофагов карбона брахиоподы упомянуты во всех зонах шельфа и, что характерно, отсутствуют на хардграундах (Невесская, 1998).

Следует отметить, что речь идет о преобладающих экологических типах спириферид позднего девона и раннего карбона, так как отдельные роды обоих типов встречаются и в том, и в другом хронологических диапазонах.

По мнению многих неонтологов и палеонтологов, среди современных и вымерших неподвижных бентосных сестонофагов, каковыми являются спирифериды, существование различных этологических типов в основном определяется характером субстрата. Предполагается, что в целом в каждом интервале геологического времени общая картина распространения бентосных животных представляет собой как бы итог реализа-

ции требований, предъявляемых ими к осадкам (Соколова, 1977). При этом плотность осадка оказывает на бентос большее влияние, чем его состав. Известно, что в современных морях на плотных и мягких грунтах сходного состава формируются совершенно различные сообщества. На твердых грунтах преобладают неподвижно прикрепленные формы, а на мягких — свободнолежащие (Невеская, 1981, 1994; Невеский, 1998; Afanasjeva, 2018).

Смена преобладания якорных форм спириферид преобладанием свободнолежащих на границе девона и карбона Закавказья может свидетельствовать об изменении на данном рубеже типа субстрата. По результатам анализа экологической характеристики спириферид можно предположить, что на протяжении единого фаменско-турнейского седиментационного цикла произошло изменение плотности осадка, выразившееся в смене преобладающей фации твердого морского дна более разнообразными фациями, в том числе мягких осадков (Афанасьева, 2018; Afanasjeva, 2018). Об этом же свидетельствует резкое сокращение числа родов брахиопод отряда Rhynchonellida, топически связанных с твердыми грунтами. Основной причиной такой смены, по-видимому, следует считать изменение химизма морских вод на границе девона и карбона. На данном рубеже происходит смена кальцитовых морей на арагонитовые, обусловленная глобальным изменением соотношения кальция и магния, а также растворенного углекислого газа в морской воде. В кальцитовых морях из поровых вод осаждается кальций, который стабилизирует осадок, образуя хардграунды и консолидированные грунты. В арагонитовых морях из поровых вод осаждается арагонит, который плохо консолидирует кальцитовый детрит, образуя более мягкие грунты (Рожднов, Заварзин, 2011). При этом плотные грунты в целом на протяжении всего фанерозоя характеризуют относительно стабильные условия среды и, соответственно, меньший набор жизненных форм по сравнению с неуплотненными (Соколова, 1977).

В Закавказье пограничные девонско-каменноугольные отложения представлены единой толщей морских терригенно-карбонатных пород, однако состав и экологическая характеристика спириферид на данном этапе резко меняются. Наиболее полным разрезом позднедевонского-раннекаменноугольного интервала является разрез горы Геран-Каласи на территории Нахичеванской АР Азербайджана, который представлен непрерывным напластованием морских отложений с обильными ископаемыми остатками фораминифер, ругоз, табулят, мшанок, брахиопод, остракод, криноидей, конодонтов и водорослей (Гречишникова, Левицкий, 2011). За основную единицу разреза принята комплексная зона с ук-

занием стратотипа и комплекса зональных видов брахиопод.

Выделение брахиоподовых зон в пограничных верхнедевонских-нижнекаменноугольных отложениях Закавказья приобретает особую ценность в связи с тем, что общепринятая граница между девоном и карбоном, в основании конодонтовой зоны *Siphonodela sulcata*, в данном регионе не имеет четкого обоснования и носит условный характер, так как комплекс конодонтов верхней брахиоподовой зоны фаменского яруса *Sphenospira julii*—*Spinocarinifera nigra* своеобразен, а в нижней брахиоподовой зоне турнейского яруса *Parallelora praeulbanensis*—*Rhytiophora curvirostris* конодонты редки (Аристов, 1979, 1994). Спирифериды надсемейств *Cyrtospiriferoidea* и *Spiriferoidea* среди зональных таксонов брахиопод этого интервала составляют большинство. Разрез горы Геран-Каласи, по мнению И.А. Гречишниковой и Е.С. Левицкого (2011), по брахиоподам может быть рекомендован в качестве стратотипа границы фаменского яруса верхнего девона и турнейского яруса нижнего карбона.

Формирование осадков в данном районе в позднем фамене происходило сначала в условиях открытого мелководного бассейна (зона *Cyrtospirifer pamiricus*—*Enchondrospirifer ghorensis*). Накапливались преимущественно карбонатные или с небольшой примесью песчаного материала осадки и, в меньшей мере, глинистые и песчаные отложения. Доминировали разнообразные циртоспирифероидеи, в том числе *Cyrtospirifer pamiricus* (Reed), *C. crassiplicatus crassiplicatus* Brice, *Sphenospira dansikensis* Gretschishnikova, *Enchondrospirifer ghorensis* Brice, *Dichospirifer cardiosinusoides* (Abramian), *D. thylakistoides* Brice, *D. felix* Gretschishnikova.

Дальнейшая история развития морского бассейна Закавказья (зона *Paurogasteroderhynchus nalivkini*) характеризовалась установлением очень неустойчивого режима в условиях необычайного мелководья. Причиной обмеления бассейна стало поднятие. Не исключено существование вблизи береговой линии низменной суши, с которой шел снос мелкого обломочного и преимущественно глинистого материала. В отдельные моменты накапливались карбонатные илы с песчаной примесью. В некоторых прослоях видна косяя слоистость. Брахиоподы в целом обедненного состава. Из спириферид присутствует только *Cyrtospirifer kadrilouensis* Abramian.

В конце фаменского века начало формирования зоны *Sphenospira julii*—*Spinocarinifera nigra* совпало с началом первой (этренской) волны трансгрессивного цикла осадконакопления, который проявился во многих районах Земного шара. В Закавказье установился нормально морской режим. В отдельных прослоях детрит составляет

до 80–85% осадка, свидетельствуя о высокой динамической активности воды. В конце рассматриваемого времени усилился привнос песчаного материала, который стал еще более обильным в раннем турне. Возможно, это было связано с поднятием, приведшим к размыву более возвышенной, чем ранее, суши. Из спирифероидей присутствуют *Tenticospirifer* sp., *Sphenospira julii* (Dehée), *Argaspirifer latus* (Abramian).

В начале карбона, в раннем турне, во время формирования зоны *Parallelora praeulbanensis*–*Rhithophora curvirostris* поднятие сменилось опусканием. С этим временем связано начало второй большой волны трансгрессии. Усилился, как отмечено выше, привнос терригенной составляющей, что привело к образованию карбонатно-песчаных и песчано-глинистых осадков.

Циртоспирифериды, которые составляли основной фон бентосной фауны в конце фамена, такие как *Sphenospirifer julii* (Dehée), исчезли. Их место заняли спирифероидеи *Parallelora praeulbanensis* (Bublitchenko).

Развитие второй волны трансгрессии, начавшейся в начале турнейского века, продолжалось и в позднем турне во время формирования зоны *Rhipidomella michelini*. Погружение привело к углублению бассейна, в котором накапливались преимущественно глинистые осадки с редкими маломощными прослоями карбонатных илов. Привнос песчаного материала резко сократился. Среди спирифероидей доминировали представители *Unispirifer argensis* Afanasjeva.

В конце турнейского века, в момент максимума второй волны трансгрессии, во время формирования зоны *Spirifer baiani*–*Marginatia burlingtonensis*, процессы осадконакопления стабилизировались. На фоне медленного погружения шло накопление карбонатных илов. Примесь терригенного материала практически отсутствовала. Отдельные текстурные особенности, напр., текстуры взмучивания, указывают на значительную динамику водной среды. Об очень большом мелководье и интенсивном движении воды говорят также прослои калькаренитов (известковых песков) с детритом, состоящим в основном из очень мелких обломков раковин брахиопод, фораминифер и члеников криноидей. Среди разнообразных брахиопод преобладали спирифероидеи крупного размера, такие как *Spirifer baiani* Nalivkin.

Таким образом, на рубеже зоны *Sphenospirifer julii*–*Spinocarinifera nigra* позднего фамена и зоны *Parallelora praeulbanensis*–*Rhithophora curvirostris* раннего турне, наряду со сменой состава спириферид, датирующей возраст данного рубежа, происходит также смена их экологического типа, свидетельствующая об изменении характера суб-

страта, на котором обитали эти брахиоподы, основанном на глубоком преобразовании химизма морской воды. По-видимому, появление свободно лежащих и полупогруженных форм в раннем карбоне, сменивших прикрепленные формы в позднем девоне, свидетельствует о том, что в данном местонахождении более плотные осадки сменились более мягкими, несмотря на их сходный состав. Иначе говоря, граница между девоном и карбоном в Закавказье определяется по спириферидам не только таксономически, но и экологически, подтверждая ценность экологического анализа для стратиграфии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов В.А. Особенности комплексов конодонтов верхнего девона и нижнего карбона Закавказья // Тр. VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона. Т. 3. М.: Наука, 1979. С. 235–239.
- Аристов В.А. Конодонты верхнего девона – нижнего карбона Евразии. М.: Наука, 1994. 191 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 484).
- Афанасьева Г.А. Аллометрия ископаемых брахиопод // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. М.: ПИН РАН, 2014. С. 154–163.
- Афанасьева Г.А. Формирование разнообразия брахиопод отряда Spiriferida на рубеже девонского и каменноугольного периодов // Онтогенез и формирование биологического разнообразия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 133–143.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере экологически подобных замковых брахиопод и бивальвий // Экологические перестройки в эволюции биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.
- Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 320 с. (Науки о Земле. Т. 75).
- Геккер Р.Ф. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна // Тр. Ин-та геол. АН ЭстССР. 1960. Т. 5. С. 199–228.
- Гречишников И.А. Зональные комплексы брахиопод пограничных отложений девона и карбона Закавказья (Нахичеванская АССР) // Граница девона и карбона на территории СССР. Матер. к Всесоюзн. совещ. Минск, 1986. С. 37–39.
- Гречишников И.А., Аристов В.А., Рейтлингер Е.А., Чижова В.А. Фаменско–турнейские отложения Закавказья (зональное расчленение и корреляция) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 3. С. 141–142.
- Гречишников И.А., Аристов В.А., Рейтлингер Е.А., Чижова В.А. Опорный разрез пограничных отложений девона и карбона Закавказья (Нахичеванская АССР) // Граница девона и карбона на территории СССР. Минск: Наука и техника, 1988. С. 141–145.
- Гречишников И.А., Левицкий Е.С. Опорный разрез фамена и нижнего карбона Геран-Каласи (Нахичеванская АР, Азербайджан) // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 1. С. 24–46.

- Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука, 1976. 138 с.
- Иванова Е.А. Условия существования, образ жизни и историческое развитие некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: АН СССР, 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. М.: АН СССР, 1958. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 69).
- Максимова С.В. Очерки по прикладной палеоэкологии. М.: Наука, 1984. 94 с.
- Наливкин Д.В. Арея спириферид // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 74–79.
- Невесская Л.А. Принципы экологической классификации современного бентоса и возможности их приложения для интерпретации ископаемых сообществ // Матер. школы “Современное состояние и основные направления изучения брахиопод”. Т. 2. М.: ВИНТИ, 1981. С. 40–65.
- Невесская Л.А. Динамика систематического и этологотрофического состава донных сообществ в течение палеозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 94–101.
- Невесская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 502 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).
- Невесская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 504 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 274).
- Невесский Е.Н. Грунты. Палеоэкологический анализ как основной метод реконструкции биономии океанов и морей прошлого // Невесская Л.А. Этапы развития бентоса палеозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. С. 79–88. (Тр. ПИН РАН. Т. 270).
- Рожнов С.В., Заварзин Г.А. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы. Рифовые формации и рифы в эволюции биосферы // Гео-биологические системы в прошлом. М.: ПИН РАН, 2011. С. 4–25.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А. Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 58–69.
- Соколова М.Н. Приспособления донных животных к использованию органического вещества грунтов // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 53–57.
- Afanasjeva G.A. Allometric studies of fossil brachiopods // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1576–1581.
- Afanasjeva G.A. Formation of the diversity of the brachiopod order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous boundary // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 14. P. 1732–1740.
- Campbell K.S.W. Marine fossils from the Carboniferous glacial rocks of New South Wales // J. Paleontol. 1962. V. 36. № 1. P. 38–52.
- Grechishnikova I.A. Biostratigraphy of the Devonian and Carboniferous of Transcaucasia (Brachiopod Zonal Scale) // Alekseeva R.E., Afanasjeva G.A., Grechishnikova I.A. et al. Devonian and Carboniferous Brachiopods and Biostratigraphy of Transcaucasia. N.Y., 2018. P. 832–873. (Paleontol. J. V. 52. № 8).
- Palmer T.J. Cambrian to Cretaceous changes in hardground communities // Lethaia. 1982. V. 15. № 4. P. 309–323.
- Stanley S.M. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca) // Mem. Geol. Soc. Amer. 1970. V. 125. P. 1–496.
- Thayer T.W. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata // J. Mar. Research. 1975. V. 33. № 2. P. 177–189.
- Thayer T.W. Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos // Biotic Interaction in Recent and Fossil Benthic Communities. N.Y., 1983. P. 479–625.

Объяснение к таблице IV

- Фиг. 1. *Cyrtospirifer pamiricus* (Reed, 1922), экз. ПИН, № 3744/286, цельная раковина с сочлененными створками: 1а – со стороны брюшной створки; 1б – со стороны спинной створки; 1в – со стороны ареи; 2г – со стороны переднего края; 1д – сбоку; Нахичеванская АР, восточный склон горы Мюнх-Бала-Оглы напротив с. Гюмшлуг; верхний девон, фамен, зона *Cyrtospirifer pamiricus* – *Enchondrospirifer ghorensis*.
- Фиг. 2. *Sphenospira dansikensis* Grechishnikova, 2018, экз. ПИН, № 3744/376, цельная раковина с сочлененными створками: 2а – со стороны брюшной створки; 2б – со стороны спинной створки; 2в – со стороны ареи; 2г – со стороны переднего края; 2д – сбоку; Нахичеванская АР, район горы Долоташи; возраст тот же.
- Фиг. 3. *Tenticospirifer* sp., экз. ПИН, № 3744/378, цельная раковина с сочлененными створками: 3а – со стороны брюшной створки; 3б – со стороны ареи; 3в – сбоку; Армения, ущелье Аршаки–Акбюр; возраст тот же.
- Фиг. 4. *Sphenospira julii* (Dehée, 1929), экз. ПИН, № 3744/225, цельная раковина с сочлененными створками: 4а – со стороны брюшной створки; 4б – со стороны спинной створки; 4в – со стороны ареи; 4г – сбоку; Нахичеванская АР, северо-западные отроги горы Геран-Каласи; верхний девон, фамен, зона *Sphenospira julii* – *Spinocarinifera nigra*.
- Фиг. 5, 6. *Parallelora praeulbanensis* (Bublitschenko, 1955): 5 – экз. ПИН, № 3744/230, брюшная створка, внешний вид; 6 – экз. ПИН, № 3744/236, спинная створка, внешний вид; Нахичеванская АР, северо-восточный склон горы Геран-Каласи; нижний карбон, турнейский ярус, зона *Parallelora praeulbanensis* – *Rhithophora curvirostris*.
- Фиг. 7. *Unispirifer argensis* Afanasjeva, 2018, экз. ПИН, № 3744/231, цельная раковина с сочлененными створками: 7а – со стороны брюшной створки; 7б – со стороны спинной створки; 7в – со стороны ареи; 7г – со стороны переднего края; 7д – сбоку; там же; нижний карбон, турнейский ярус, зона *Spirifer baiani* – *Marginatia burlingtonensis*.
- Фиг. 8. *Spirifer baiani* Nalivkin, 1937, экз. ПИН, № 3744/210, брюшная створка: 8а – внешний вид; 8б – со стороны ареи; 8в – сбоку; местонахождение и возраст те же.

**Brachiopods of the Order Spiriferida
at the Devonian–Carboniferous Boundary of Transcaucasia**

G. A. Afanasjeva

Distinct successors of the taxonomic and ecological characteristic in brachiopod order Spiriferida at the Devonian–Carboniferous boundary of Transcaucasia apparently were connected with the changes of the sea sediment solidity and reflected chemical conditions of sea water at that time.

Keywords: Brachiopoda, Spiriferida, brachiopod ecological types, Devonian–Carboniferous boundary, Transcaucasia

